Zur Fortpflanzungsbiologie von Fröschen

von
Walter Hödl

Abstract: Reproductive strategies in frogs
The diversity of reproductive strategies in frogs is much greater than that observed in other groups of vertebrates. The most common sites of oviposition and larval development are in standing or flowing waters. In semiterrestrial frog species eggs are laid out of water and larvae undergo an aquatic phase to reach metamorphosis. Terrestrial species lay eggs on land which develop directly or produce non-feeding tadpoles. Terrestrial development occurs at sites with continuously high atmospheric moisture to prevent the developmental stages from desiccation. In many frog species one of the parents remains with the clutch or carries the developmental stages on/in its body until metamorphosis. Very few species have evolved ovoviparity or even viviparity. Several remarkable examples of semiterrestrial development and parental care in neotropical frogs are illustrated.

Anmerkung: Für alle Vertreter der klar definierten Amphibienordnung Anura (Froschlurche) wird hier die auch in der englischsprachigen wissenschaftlichen Literatur gebräuchliche Sammelbezeichnung „Frösche" (engl. frogs) verwendet.



Abb. 1: Weibchen (Kopf-Rumpf-Länge 22 mm) und von oben klammerndes Männchen (19 mm) des auf Blättern über Waldtümpeln ablaichenden amazonischen Baumfrosches *Hyla brevifrons* während der Eiabgabe. Panguana, Llullapichis, Peru. Foto: W. Hödl.

Alle Vögel legen beschalte Eier, die sie bebrüten, nahezu alle Säugetiere gebären lebende Junge, die anschließend von den Weibchen gesäugt werden. Wer meint, daß Frösche sich ebenso einheitlich fortpflanzen, indem sie ihre Eier ausschließlich im Wasser deponieren und durchwegs aquatische Kaulquappenstadien aufweisen, der irrt: Frösche sind hinsichtlich ihre Fortpflanzung erstaunlich variabel und Ihre reproduktive Vielfalt übersteigt selbst die kühnsten Vorstellungen einfallsreicher Fortpflanzungsbiologen (DUELLMAN & TRUEB 1986, DUELLMAN 1992).

Die einheimischen Frösche suchen in jedem Frühjahr Stillgewässer auf, um sich dort zu paaren und den Laich abzusetzen. Die aus den aquatischen Eiern geschlüpften Larven entwickeln sich im Laichgewässer und verwandeln sich nach zwei oder drei Monaten in kleine landbewohnende Frösche. Die an unseren Fröschen entwickelte Vorstellung von der „amphibischen" [gr. amphibios = doppellebig (im Wasser und auf dem Land)] Lebensweise trifft weltweit betrachtet aber nur beschränkt zu (WUNDER 1932, LAMOTTE & LESCURE 1977, MCDIARMID 1978, DUELLMAN 1989). So z.B. haben lediglich 55 von 130 analysierten Froscharten des Amazonastieflandes eine durchgehende aquatische Entwicklung (HÖDL 1990a). Bei 36 Prozent folgt auf eine Embryonalentwicklung außerhalb des Wassers (Abb. 1) ein aquatisches Larvenstadium. Zwanzig Prozent der amazonischen Tieflandfrösche sind in ihrer Fortpflanzung von Wasserkörpern unabhängig (vergl. Abb. 2).

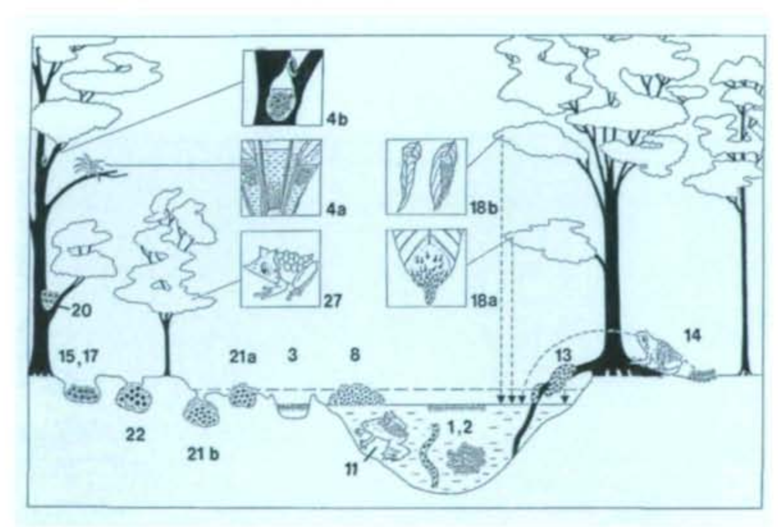


Abb. 2: Orte der Eiabgabe und Larvalentwicklung amazonischer Froschlurche (durchgehende Linie: Wasserstand zum Zeitpunkt der Eiabgabe, gestrichelte Linie: der für die Larvalentwicklung notwendige Wasserstand) (nach HÖDL 1990, Zifferncode nach DUELLMANN & TRUEB 1986).
Embryonalentwicklung und Larvalentwicklung im Wasser: (1, 2, 3, 4a, 4b, 6).
Embryonalentwicklung an Land, Larvalentwicklung im Wasser: (8, 13, 14, 18a, 18b, 18c, 21a, 21b).
Embryonal und Larvalentwicklung an Land: (15, 22).
Direkte Entwicklung im Ei: 17, 20.
Entwicklung am Körper der Mutter: im Wasser (11), an Land (27)

In der Regel finden sich bei den Fröschen die fortpflanzungsbereiten Geschlechtspartner über die Anzeigerufe der Männchen (HÖDL, in diesem Band; Abb. 3). Unmittelbar nachdem das akustisch angelockte Weibchen das meist stationär rufende Männchen erreicht hat, kommt es zum sogenannten Amplexus. Mit der von oben in der Hüft- oder Achselgegend ausgeführten Umklammerung des Weibchens beendet das Männchen sein Werbeverhalten und es wird nun von seiner Paarungspartnerin zu einem geeigneten Ablaichort getragen. Die aquatische Eiablage erfolgt nahezu in allen limnischen Gewässertypen, vorwiegend jedoch in kleineren Stillgewässern (Abb. 4), in von Fröschen gebauten Schlammnestern (Abb. 5,6), und in kleinen Wasseransammlungen in Pflanzenteilen, den sogenannten Phytotelmen (Abb. 7-10).

Es wird allgemein angenommen, daß die Eiablage in Stillgewässern und die darin über das Kaulquappenstadium erfolgende Entwicklung bis zur Metamorphose der ursprünglichste Fortpflanzungsmodus der Amphibien ist. So sind z.B. die meisten Vertreter der Echten Frösche (Ranidae), Kröten (Bufonidae), Scheibenzüngler [Discoglossidae, zu denen auch die Unken (*Bombina* spp.) gehören] und Baumfrösche (Hylidae) diesem reproduktiven Modus zugeordnet. Zahlreiche Frösche laichen in Fließgewässern, wie z.B. alle Stummelfußkröten (*Atelopus* spp.) sowie einige Arten aus den Familien der Baumfrösche (Hylidae), Pfeiffrösche (Leptodactylidae) und Echten Frösche (Ranidae). Die in Bächen lebenden Kaulquappen zeichnen sich durch kräftige muskulöse Schwänze, abgeflachte Körper und ventral orientierte Mundöffnungen aus (DUELLMAN & TRUEB 1986). Diese anatomischen Eigenschaften und die bei einigen Arten [z.B. Glasfrösche (Centrolenidae)] ausgeprägte Fähigkeit, sich im Substrat einzugraben, stellen Anpassungen an die in den Bächen herrschenden Strömungsverhältnisse dar.

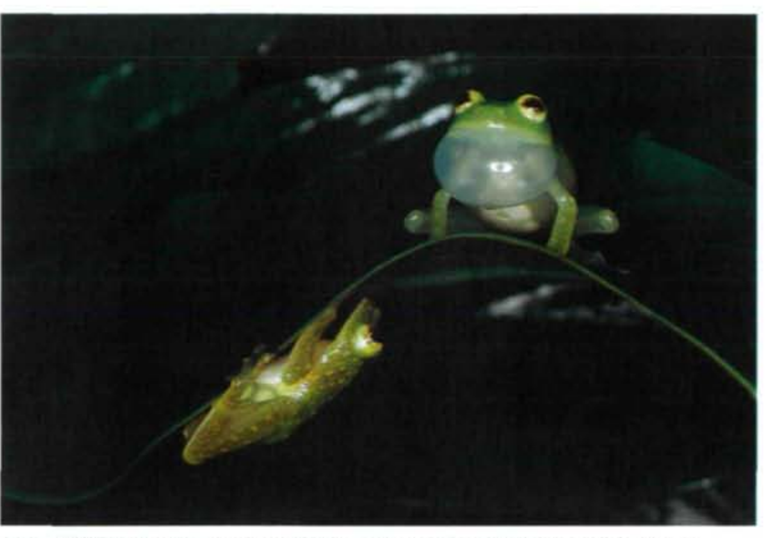


Abb. 3: Mit Hilfe von Anzeigerufen locken fortpflanzungsfähige Männchen ablaichbereite Weibchen an. Deutlich sind die aufgeblähte Schallblase des Männchens und ovulierte, (= bereits in die Körperhöhle abgegebene) Eier durch die transparente weibliche Hüfthaut zu erkennen. Glasfrosch. *Hyalinobatrachium fleischmanni* (Männchen: 23 mm, Weibchen 27 mm). Sekunden nach der Aufnahme erfolgte die Verpaarung. Monte Verde, Costa Rica. Foto: W. Hödl.



Abb. 4: Bei den meisten Froschlurcharten umklammern die paarungsbereiten Männchen die angelockten Weibchen von oben in der Achselgegend. Die Männchen werden daraufhin von ihren Partnerinnen zu den Ablaichorten getragen. Männchen (54 mm) und Weibchen (62 mm) der amazonischen Sandkröte *Bufo granulosus* im sogenannten Axillar-Amplexus. Straßenrandpfütze bei Santarem, Brasilien. Foto: W. Hödl.

Die Gelege der Schlammnester anfertigenden südamerikanischen Gladiatorfrösche (*Hyla boans* - Gruppe) weisen eine hohe Eizahl auf (Abb. 6). Das organische Material in den maximal bis etwa 1 m im Durchmesser aufweisenden Becken kann die schlüpfenden Larven nicht ernähren. Die dem Schutz der Eier dienenden Basins werden am Ende der Trockenperiode am



Abb. 5: Mit metallisch klingenden Rufen locken die Männchen des in Brasilien als „martelo" (Hammer) oder „ferreiro" (Schmied) bezeichneten *Hyla faber* ihre Weibchen zu selbst angefertigten Schlammnestern. Intervales, São Paulo, Brasilien. Foto: M. Martins.



Abb. 6: Schlammnest des zur Gruppe der Gladiatorfrösche gehörenden *Hyla wavrini*. Deutlich ist das als Eifilm an der Wasseroberfläche ausgeprägte und aus über 3500 Eiern bestehende Gelege in dem vom Männchen geformten Schlammnest sichtbar. Lago Amanã, Amazonas, Brasilien. Foto: W. Hödl.

Rand von Gewässern angelegt. Mit dem Einsetzen der Regenzeit beginnt der Wasserspiegel der nahen Gewässer anzusteigen und bei Überflutung des Schlammnestes können die Larven in das freie Wasser gelangen.

Nur wenigen Arten aus der Familie der Kröten und Baumfrösche ist es gelungen, sich der Phytotelmen zu bedienen (Abb. 7-10). Erst vor kurzem konnte die Reproduktionsbiologie des mittelamerikanischen Kronen-Baumfrosches *Anotheca spinosa* aufgeklärt werden (JUNGFER 1996). Die ausschließlich in den Baumkronen lebende Froschart legt bis zu 300 Eier in wassergefüllte Baumhöhlen oder Bromelientrichter ab. Diese bodenfernen Wasseransammlungen bieten den Larven kaum Nahrung, weshalb diese durchschnittlich alle 5 Tage von der Mutter mit Nähreiern gefüttert werden müssen. Laboruntersuchungen zeigten, daß bei ausreichender Fütterung die Metamorphose nach frühestens 2 Monaten erfolgt (Abb. 11).

Innerhalb der Frösche hat sich die Eiablage in Schaumnestern (Abb. 12, 13) unabhängig voneinander bei ranoiden Froschlurchen (Hyperoliidae, Rhacophoridae) bufonoiden Anuren (Hylidae, Leptodactylidae, Myobatrachidae) und Engmaulfröschen (Microhylidae) entwickelt. Aus 21 von 301 beschriebenen Froschgenera (FROST 1985) sind schaumnestbildende Arten bekannt (HÖDL 1988, HADDAD et al. 1990, GLAW & VENCES 1994). Bei allen Arten wird der Schaum aus Oviduktsekreten während des Laichvorganges gebildet. Die Männchen der schaumnestbildenden neotropischen Pfeiffrösche (Leptodactylidae) erzeugen den Schaum durch schlagende Bewegungen der Hinterbeine (Abb. 12, 13; HÖDL 1986, 1995). Bei den in Australien beheimateten Myobatrachiden sind es die Weibchen, welche mit ihren Vorderextremitäten schaumerzeugende Bewegungen ausführen (MARTIN 1979). Frösche können ihre



Abb. 7 - 10: Einige Baumfrösche deponieren ihre Eier in Phytotelmen. Das in den Mikrogewässern vorhandene organische Material reicht in der Regel nicht aus, um die Froschlarven zu ernähren. Daher werden die in wassergefüllten Blattachseln und Baumhöhlen heranwachsenden Larven von ihren Müttern meist gefüttert. Der deutsche Baumfroschexperte K.-H. Jungfer (oben links: Abb. 7) hat auf Anraten des Autors erwachsene Tiere der in Bromelien ablaichenden Baumfroschart *Osteocephalus oophagus* mit Hüftbändern markiert (oben rechts: Abb. 8) und die mütterliche Versorgung (unten links: Abb. 9, Weibchen in Bromelie) der Larven mit Nähreiern (unten rechts: Abb. 10, Larve bei der Eiaufnahme) untersucht. Reserva Ducke, Manaus, Brasilien. Fotos: W. Hödl.



Abb. 11: Jungtier des Kronen-Baumfrosches *Anotheca spinosa* in einer Bromelie (Laboraufnahme). Foto: W. Hödl.



Abb. 12: Sämtliche am amerikanischen Kontinent anzutreffenden Frosch-Schaumnester stammen von Vertretern der Pfeiffrösche (Leptodactylidae). Mit rotierenden Bewegungen der Hinterbeine schlägt das Männchen die aus der Kloake des Weibchens austretenden Oviduktsekrete zu einer Schaumplattform in welche die Eier eingearbeitet werden. *Pleurodema diplolistris* (Männchen: 30 mm, Weibchen: 34 mm). João Pessoa, Paraiba, Brasilien. Foto: W. Hödl.



Abb. 13: Südamerikanische Ochsenfrösche fertigen ihre Schaumnester an Land. Zur erfolgreichen Entwicklung des Geleges muß das am Rand von Pfützen geformte Schaumnest überflutet werden, um den schlüpfenden Larven den Zugang zum Gewässer zu ermöglichen. *Leptodactylus knudseni* (Männchen: 124 mm, Weibchen: 155 mm). Reserva Ducke, Manaus, Brasilien. Foto: W. Hödl.

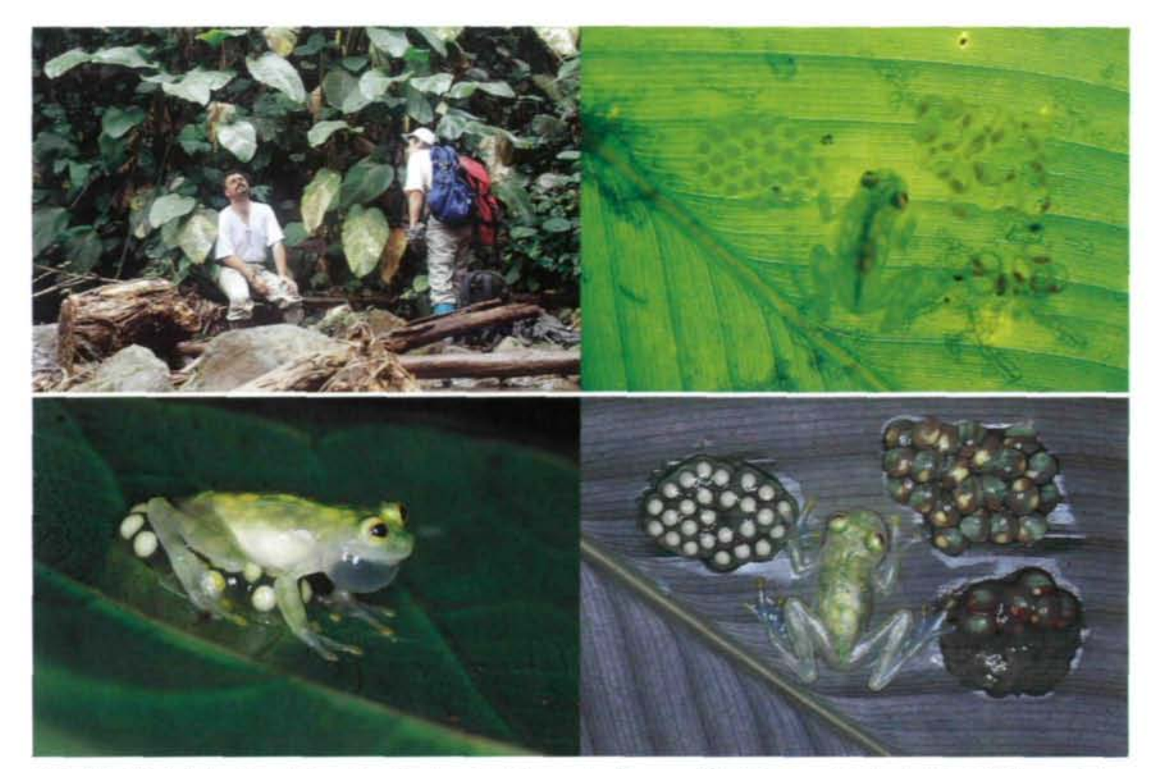


Abb. 14 - 17: Auf der Vegetation über Bächen findet man die Eier von Glasfröschen (Centrolenidae) [Biologen bei der Beobachtung (oben links: Abb 14) von Glasfrosch-Gelegen (oben rechts, Abb. 15)]. Das Glasfrosch-Männchen (22 mm) lockt nachts mit seiner piepsigen Stimme Weibchen zu dem auf der Unterseite von Blättern befindlichen Ablaichplatz (unten links, Abb. 16). Besonders erfolgreiche Individuen können innerhalb weniger Nächte mehrere Weibchen anlocken und deren Gelege besamen. Die Gelege werden vom Vater in der Nacht (unten rechts: Abb.17) und selbst tagsüber (Abb. 15) solange bewacht, bis die Kaulquappen schlüpfen und vom Blatt in den darunterliegenden Bach fallen. Esquinas Regenwald, La Gamba, Costa Rica. Fotos: W. Hödl.

Schaumnester auf dem Wasser (Abb. 12), an Land (Abb. 13) oder in Bäumen produzieren. In wenigen Fällen ist der Ort der Nestbildung mit dem der Larvenentwicklung ident. So vollenden lediglich Frösche der Gattungen *Philautus* (arboreale Nester), *Adenomera*, *Kyarranus* und *Philoria* (terrestrische Nester) ihre Larvalentwicklung im Schaumgebinde. Bei allen anderen bisher bekannten Schaumnestbildnern findet ein Großteil der Larvalentwicklung und die Metamorphose im freien Wasser statt. Der Schutz der Eier und bewegungsunfähigen ersten Entwicklungsstadien vor Freßfeinden und Austrocknung wird als Hauptfunktion der Schaumnester angesehen (Hödl 1990b, 1992).

Die Eiablage außerhalb von Gewässern ist ein wichtiger Schritt hin zur Emanzipation vom Wasser. Zu den Fröschen, die auf dem halben Weg zur Terrestrialität stehen geblieben sind, gehören die auf Blättern und/oder Zweigen über Wasserstellen ablaichenden Glasfrösche (Centrolenidae) (Abb. 14-17) sowie einige Vertreter der amerikanischen Baumfrösche (Hylidae) (Abb. 1, 18-22; Hödl 1990c), der afrikanischen Riedfrösche *Hyperolius* spp. (Hyperolidae) und der madegassischen Froschgattung *Mantidactylus* (Ranidae). Die mit einer völlig durchsichtigen Unterseite versehenen neotropischen Glasfrösche laichen stets an Blättern über Bächen ab. Bei einigen Arten, deren Rückenzeichnung charakteristischerweise Eiflecken aufweisen, werden die Gelege bewacht (Abb. 15-17) und gegen parasitische Fliegen, eifressende Wespen und Käfer verteidigt.

Zu den bekanntesten Fröschen mit arborealer Embryonalentwicklung und aquatischer Larvalentwicklung gehört der mittelamerikanische Rotaugenfrosch *Agalychnis callidryas* (Abb. 18). Seine grünlichen Gelege werden nicht bewacht und sind aufgrund ihrer Exponiertheit vielfach die Beute von eifressenden Wespen oder Schlangen (Abb. 19). Nahezu alle amazonischen – unter der deutschen Bezeichnung „Makifrösche" zusammengefaßten – Vertreter der Baumfroschgattung *Phyllomedusa* (Abb. 20-22) deponieren ihre pigmentlosen Eier an der Oberseite von Blättern über Wegrandpfützen oder Waldtümpeln. Bei einigen Arten werden die Blätter von den Paarungspartnern während der Eiabgabe eingerollt und mit Hilfe von im Ovidukt erzeugten Gelee verklebt (HÖDL 1990a, HÖDL 1993). Makifrösche sind nicht nur wegen ihrer Fortpflanzungsbiologie für Biologen interessant: In ihrer Rückenhaut erzeugen sie ein weites Spektrum an biologisch aktiven Peptiden, die vermutlich eine feindabschreckende Wirkung haben. Einige dieser Peptide sind den Hormonen und Neurotransmittern von Säugetieren sehr ähnlich und spielen in der modernen pharmakologischen Forschung eine bedeutende Rolle (ERSPAMER et al. 1985).



Abb. 18: Der Rotaugenfrosch *Agalychnis callidryas* gehört zu den buntesten Fröschen der Neotropis. Männchen wie dieses mit Parasitenbefall (Nematoden unter der Rückenhaut!) sind weniger rufaktiv und haben geringere Chancen sich mit einem Weibchen zu verpaaren als gesunde Individuen. Foto: W. Hödl.



Abb. 19: Die Katzenaugennatter *Leptodeira septentrionalis* hat sich auf Frösche und Froschlaich spezialisiert. Hier wird gerade ein Gelege des Rotaugenfrosches *Agalychnis callidryas* verzehrt. Dominical, Puntarenas, Costa Rica. Foto: C. Proy.



Abb. 20: Die neotropischen Makifrösche sind als typische Vertreter der Baumkronenfauna hervorragende Kletterer und mit großen Haftscheiben an Zehen- und Fingerspitzen ausgestattet. *Phyllomedusa tarsius* (Weibchen, 94 mm), Reserva Ducke, Manaus, Amazonas, Brasilien. Foto: W. Hödl.

Abb. 21: Makifrösche legen ihre Eier in Blatttrichtern über Stillgewässer ab. Mit den Hinterbeinen beider Paarungspartner werden die Blätter zu Beginn des Laichvorganges verformt. *Phyllomedusa vaillanti*, Panguana, Llullapichis, Peru. Foto: M. Henzl.

Besonders erfolgreiche Strategen unter den Fröschen sind jene, welche die reproduktiven Ballungszentren an Wasserstellen meiden. Dazu gehören u. a. alle Frösche mit einer direkten Entwicklung und die Pfeilgiftfrösche (Dendrobatidae). Diese ist die einzige neotropische Froschfamilie, die eine semiterrestrische Entwicklung aufweist und bei der weder durch Überflutung des terrestrischen Ablaichplatzes noch durch Eigenbewegungen die Larven in das für sie überlebensnotwendige Wasser gelangen (Abb. 2; WEYGOLDT 1987). Die Eiablageplätze der Dendrobatiden befinden sich vorwiegend in der Laubstreu (Abb. 23, 24; HÖDL 1991), oft weitab von jeglicher Wasserstelle. Die Paarung der Pfeilgiftfrösche findet in den bis zu mehreren Monaten besetzt gehaltenen Revieren der Männchen statt (PRÖHL 1993, ROITHMAIR 1994). Artspezifisch nehmen entweder die Weibchen oder Männchen die geschlüpften Kaulquappen auf und transportieren sie am Rücken (Abb. 25) zu Kleingewässern, in denen die weitere Larvalentwicklung abläuft.

Das an manchen Orten Costa Ricas überaus häufige Erdbeerfröschchen *Dendrobates pumilio* (Abb. 2, PROY, in diesem Band) ist hinsichtlich seiner Fortpflanzung bzw. Brutpflege die im Freiland best untersuchteste Pfeilgiftfroschart. An dieser leuchtend rot gefärbten Froschart wurde zum ersten Mal bei Wirbeltieren die Larvenfütterung mittels Nähreier nachgewiesen



Abb. 22: Nach Beendigung der Eiabgabe hält das Weibchen die das Gelege schützende Blatthülle mit ihren Hinterbeinen so lange umschlossen, bis der aus Gallerte bestehende Klebstoff ausgehärtet ist und der Trichter sich nicht mehr öffnet. *Phyllomedusa bicolor*. Weibchen (121 mm) unmittelbar nach Beendigung des Ablaichvorganges über künstlich geöffnetem Blatttrichter. Reserva Ducke, Manaus, Brasilien. Foto: W. Hödl.

(BRUST 1990 – im Freiland, WEYGOLDT 1980 – in Terrarienhaltung). Wie bei allen Pfeilgiftfröschen bauen die Männchen des Erdbeerfröschchens Territorien auf und verteidigen diese gegen Artgenossen, um sich ungestört verpaaren zu können. Die Weibchen übernehmen den Hauptteil der Brutpflege. Sie sind bei der Auswahl der Männchen besonders wählerisch, vermutlich um nicht unnötig Energie in Nachkommen zu investieren, die durch schlechte väterliche Gene geschwächt sind. So werden bevorzugt Männchen mit großen Territorien und langer Rufaktivität aufgesucht. Sobald aus den terrestrischen Gelegen, die zwischen drei und sieben Eier beinhalten, Kaulquappen schlüpfen, transportieren die Weibchen die Larven zu epiphytischen Bromelien, wo sie sich in den wassergefüllten Blattachseln in etwa 1 1/2 Monaten zu Jungfröschen entwickeln. Während dieser Zeit werden die meist einzeln abgesetzten Kaulquappen von der Mutter immer wieder aufgesucht und mit unbefruchteten Nähreiern gefüttert (BRUST 1990, PRÖHL 1995). Ähnlich ist das von MEYER (1993) dokumentierte Fortpflanzungs- und Brutpflegeverhalten von *Dendrobates granuliferus* (Abb. 28, 29), eines gefährdeten Pfeilgiftfrosches, der entlang von Waldbächen an der südlichen Pazifikküste Costa Ricas anzutreffen ist. Während die Väter sich als fleißige Befeuchter der Gelege erweisen, sind die Weibchen für den Larventransport zuständig. Da es im Bereich der untersuchten Bäche keine geeigneten Bromelientrichter gibt, werden die Larven vorwiegend zu den stengelumfassenden, wasserführenden Blattachseln der giftigen Unterwuchspflanze *Dieffenbachia* sp. gebracht und dort regelmäßig mit Nähreiern versorgt (MEYER 1993). Bei der Mehrzahl der Pfeilgiftfrösche transportieren jedoch die Männchen die Larven zu nährstoffreichen Gewässern (Abb. 26), wo die Kaulquappen ausreichend Nahrung bis hin zur Metamorphose vorfinden.



Abb. 23: Die Laubstreuschicht ist der Lebensraum der meisten Pfeilgiftfrösche. Das im Vordergrund abgebildete, ca. 20 Quadratmeter umfassende Areal war über mehrere Wochen das Territorium eines *Epipedobates femoralis*-Männchens. Panguana, Llullapichis, Peru. Foto: W. Hödl.



Abb. 24 - 27: Die amazonische Pfeilgiftfroschart *Epipedobates femoralis* legt ihre Eier – meist unter Blättern oder Ästen gut geschützt – in der Laubstreuschicht ab. Das terrestrische Gelege (oben links: Abb. 24) wird unregelmäßig vom territorialen Männchen aufgesucht. Sobald die Larven schlüpfen nimmt der Vater diese auf und trägt sie „huckepack" (oben rechts: Abb. 25) zu einer Wasserstelle (unten links: Abb. 26), wo sich die Larven vom Rücken lösen. [unten rechts: Abb. 27, vergl.Markierung (Kreis) in Abb. 26]. Reserva Ducke, Manaus, Brasilien. Fotos: W. Hödl.



Abb. 28,29: Das komplizierte Fortpflanzungs- und Brutverhalten des Granulierten Baumsteigers *Dendrobates granuliferus* wurde vom Ulmer Biologen E. Meyer (links, Abb. 28) eingehend dokumentiert. Naturbelassene Bachläufe in Panama und Costa Rica sind der Lebensraum dieser wissenschaftlich wie optisch attraktiven Pfeilgiftfroschart (rechts, Abb. 29: Männchen, 23 mm). Golfito, Costa Rica. Foto: W. Hödl.



Abb. 30: Der Antillenpfeiffrosch *Eleutherodactylus coqui* ist hinsichtlich seiner Bioakustik und Fortpflanzungsbiologie eine der bestuntersuchtesten tropischen Froscharten. (Laboraufnahme). Foto: W. Hödl.



Abb. 31: Die Frösche der Leptodactyliden-Gattung *Eleutherodactylus* schlüpfen als fertige Tiere aus dem Ei (direkte Entwicklung!). Bei der mit über 500 Vertretern artenreichsten Wirbeltiergattung legen die Weibchen wenige dotterreiche Eier in denen die Entwicklung ohne das für Frösche sonst so charakteristische Kaulquappenstadium abläuft. Zwölf Tage altes Gelege des Antillenpfeiffrosches *Eleutherodactylus coqui*. (Laboraufnahme). Foto: W. Hödl.

Sämtliche über 500 Vertreter der artenreichsten Frosch- (und Wirbeltier-)gattung *Eleutherodactylus* (Abb. 30, 31) sind gekennzeichnet durch eine direkte Entwicklung und eine völlige Unabhängigkeit von Wasseransammlungen. Die großen, dotterreichen Eier dieser sowohl am Waldboden, auf Bäumen und Büschen lebenden Pfeiffrösche sind an allen denkbaren Stellen mit genügend hoher Feuchtigkeit zu finden. Eiablagen finden sowohl im Erdreich, in der Laubstreu sowie in Blatt- und Stammachseln von Büschen und Bäumen statt. Die schlüpffähigen Jungfrösche durchbrechen mit einem am Oberkiefer ausgeprägten und später abfallenden „Eizahn" die Eihüllen (HÖDL 1993). Bei mindestens einer *Eleutherodactylus*-Art werden die Eier im Ovidukt besamt und zurückgehalten, wobei sich die Embryonen im Ei ausschließlich vom Dottervorrat ernähren, bis schließlich die Jungfrösche ovovivipar geboren werden. Echte Viviparie, mit Ernährung der sich entwickelnden Embryonen durch Sekrete im Eileiter der Mutter gibt es lediglich bei den beiden afrikanischen Froscharten *Nectophrynoides tornieri* und *N. viviparus* (DUELLMAN & TRUEB 1986).

Die Entwicklung der Embryonen und/oder Larven in/am mütterlichen Körper ist auch bei den aquatischen Wabenkröten (Pipidae) (BUCHACHER 1993, RABB & RABB 1961, WEYGOLDT 1976) und bei zahlreichen Baumfröschen (Hylidae) realisiert. Sämtliche Eier ausbrütende Baumfrösche sind in der Unterfamilie der Hemiphractinae zusammengefaßt, wobei einige Gattungen die Eier direkt auf dem Rücken der Mutter haftend ausbrüten während bei anderen die Embryonen in speziellen Rückentaschen heranwachsen (DEL PINO 1989).

Einen eigenwilligen Brutpflegemechanismus weisen die nach Darwin benannten, in Chile beheimateten Nasenfrösche *Rhinoderma darwini* auf. Die vom Weibchen ins feuchte Laub gelegten 20-40 Eier werden von mehreren Männchen bewacht. Sobald die jungen Kaulquappen in den Eihäuten zu zappeln beginnen, löst diese Bewegung bei den ausschließlich männlichen Brutwächtern ein überaus interessantes Verhalten aus. Jedes der versammelten Männchen nimmt mehrere Eier ins Maul und läßt sie – statt durch den Weg in die Speiseröhre – durch geräumige Schlitze im Mundboden in die Schallblasen gleiten. In diesen dehnbaren

Brutsäcken entwicklen sich die aus ihren Dottervorräten sich ernährenden Larven zu fertigen Fröschen. Gelegentlich tragen die „trächtigen“ Männchen bis zu 20 Kaulquappen unterschiedlicher Altersstufen mit sich herum. Sie müssen daher zuvor Eier aus verschiedenen Gelegen aufgenommen haben. Ein besonderes soziobiologisches Phänomen ist die Tatsache, daß die Männchen der Nasenfrösche so viel Zeit und Energie für die Aufzucht von Nachkommen investieren, mit denen sie anscheinend überhaupt nicht näher verwandt sind. Die frisch metamorphisierten Jungfrösche werden bei der Geburt von ihren männlichen Brutpflegern einfach ausgespuckt. (FORMAS et al. 1975, DUELLMAN & TRUEB 1986).

Eine der wohl ausgefallensten Brutpflege im gesamten Tierreich betreiben die, seit Mitte der 1980-er Jahre verschollenen magenbrütenden Frösche *Rheobatrachus silus* und *R. vitellinus*, die im Südosten von Queensland (Australien) in Regenwaldbächen leb(t)en. Die Entwicklung der beiden reproduktionsbiologisch äußerst beachtenswerten Froscharten läuft im Magen vermutlich der mütterlichen Weibchen ab und wurde erstmals von CORBEN et al. (1974) beschrieben. Zum Zeitpunkt der Eiaufnahme ist der Magen vollkommen funktionstüchtig und produziert - wie beim Menschen auch - die verdauungsfördernde Salzsäure. Kaum sind jedoch die Eier in der weiblichen Magenhöhle, wird die Produktion der Magensäure durch die in der Gallerthülle der Eier enthaltenen Substanz Prostaglandin E2 abrupt eingestellt. Auch die Larven scheinen diese Substanz abzugeben, um nicht von der Magenwand sekretierten Säure verdaut zu werden (TYLER 1985). Ähnlich wie bei den Nasenfröschen besitzen die Eier des in rasch fließenden Regenwaldbächen lebenden, etwa 50 cm großen *R. silus* einen beachtlichen Dottervorrat, von dem sich die Larven während der mindestens 6 Wochen dauernden Entwicklung ernähren. Die bis zu 26 Jungtiere verlassen die Mutter über die Speiseröhre und Mundhöhle. Hier sitzen die Jungtiere auf der Zunge, bevor sie bei weit geöffnetem Maul das „Licht der Welt“ erblicken (TYLER 1983, 1989).

Viele Aspekte der Froschkunde sind bisher noch unbekannt. Jedes Jahr werden einige Dutzend neuer Froscharten entdeckt und selbst ein bisher unbekannter Fortpflanzungsmodus wurde erst in jüngster Zeit für Frösche beschrieben (HADDAD & HÖDL, Ms eingereicht): Die brasilianische Engmaulfroschart *Chiasmocleis leucosticta* laicht zunächst – wie viele andere Anuren auch – auf der Wasseroberfläche ab, wobei ein flotierender, etwa 200 Eier umfassender Gallertefilm entsteht. Nach der Eiabgabe taucht das noch im Amplexus befindliche Paar wiederholt unter und hebt durch die Abgabe von Luftblasen das Gelege über die Wasseroberfläche hinaus. Die aus den Nasenlöchern austretenden Gasblasen verfangen sich in der Gelegegallerte und formen ein dauerhaftes Floß. Dieses Luftblasenfloß dient wahrscheinlich der besseren Sauerstoffversorgung und dem Schutz des Geleges vor aquatischen Freßfeinden.

Die erstaunliche reproduktive Vielfalt bei Fröschen hat es diesen ermöglicht, nahezu alle Lebensräume bis auf die Meere und Polargebiete zu besiedeln. So kommen Frösche in Wüsten ebenso vor wie in Hochgebirgsregionen (DUELLMAN & TRUEB 1986). Zusätzlich ist der fortpflanzungsbiologische Variationsreichtum eine Voraussetzung für das gemeinsame Vorkommen zahlreicher Arten in tropischen Lebensräumen (AICHINGER 1987, CRUMP 1974). Mit 81 Froscharten zählte das von DUELLMAN (1978, 1992) untersuchte und der Ölgewinnung zum Opfer gefallene Regenwaldareal um Santa Cecilia im ecuadorianischen Amazonasgebiet zu den froschreichsten Gebieten der Erde. Das Erlebnis W. E. Duellmans, der 56 Froscharten – das ist mehr als die doppelte Anzahl der Frösche Europas (ARNOLD & BURTON 1978) – in einer einzigen(!) Nacht in Santa Cecilia beobachten konnte (DUELLMAN 1992), ist leider heute für niemanden mehr nachvollziehbar.

Literatur

AICHINGER M. (1987): Annual activity patterns in a seasonal neotropical environment. Oecologia **71**: 583-592.

ARNOLD E.N. & J.A. BURTON (1978): Pareys Reptilien- und Amphibienführer Europas. Verlag Paul Parey, Hamburg.

BRUST D.G. (1990): Maternal brood care by *Dendrobates pumilio*: a frog that feeds its young. PhD Dissertation, Cornell University.

BUCHACHER C.O. (1993): Field studies on the small Surinam toad, *Pipa arrabali*, near Manaus, Brazil. Amphibia-Reptilia **14**: 59-69.

CORBEN C.J., INGRAM G.J. & M.J. TYLER (1974): Gastric brooding: a unique form of parental care in an Australian frog. Science **186:** 946-947.

DUELLMAN W.E. (1978): The biology of an equatorial herpetofauna in Amazonian Ecuador. Misc. Publs. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas **65**: 1-352.

DUELLMAN W.E. (1989): Alternative life-history styles in anuran amphibians: evolutionary and ecological implications. In: BRUTON M.N. (ed.): Alternative life-history styles of animals. Kluwer Acad. Publ. Dordrecht, pp. 101-126.

DUELLMAN W.E. (1992): Reproductive strategies of frogs. Scientific American Juli 1992: 80-87.

DUELLMAN W.E. & L. TRUEB (1986): Biology of amphibians. McGraw-Hill, New York.

ERSPAMER V., MELCHIORRI P., FALCONIERI-ERSPAMER G., MONTECUCCHI P. C. & R. DE CASTIGLIONE (1985): *Phyllomedusa* skin: a huge factory and store-house of a variety of active peptides. Peptides **6**, suppl, 3: 7-12.

FORMAS J.R., PUGIN E. & B. JORQUERA (1975): La identidad del batracio chileno *Heminectes rufus* PHILIPPI, 1902. Physis **34**: 147-157.

FROST D.R. (ed.) (1985): Amphibian species of the world. Allen Press & Assoc. Syst. Coll. Lawrence.

GLAW F. & M. VENCES (1994): Amphibians and reptiles of Madagascar. Vences & Glaw Verlags GbR, Köln.

HADDAD C.F.B. & W. HÖDL (Ms.): A new reproductive mode in anurans: bubble nest in *Chiasmocleis leucosticta* (Microhylidae). Eingereicht für Copeia.

HADDAD C.F.B., POMBAL Jr., J.P. & M. GORDO (1990): Foam nesting in a hylid frog. J. Herpetol. **24**: 225-226.

HÖDL W. (1986): *Physalaemus ephippifer* (Leptodactylidae): Schaumnestbildung. Film CTf 1891 ÖWF Wien.

HÖDL W. (1990a): Reproductive diversity in Amazonian lowland frogs. In: HANKE W. (ed.): Biology and physiology of amphibians. Fortschritte der Zoologie **38**: 41-60.

HÖDL W. (1990b): An analysis of foam nest construction in the neotropical frog *Physalaemus ephippifer* (Leptodactylidae). Copeia 1990: 547-554.

HÖDL W. (1990c): Arboreal oviposition in the neotropical treefrogs *Hyla breviforns* and *Hyla sarayacuensis* (Anura: Hylidae) Film CTf 2219 ÖWF Wien.

HÖDL W. (1991): Calling behaviour and spectral stratification in dart-poison frogs (Dendrobatidae). Film CTf 2444. ÖWF Wien.

HÖDL W. (1992): Reproductive behaviour in the neotropical foam-nesting frog *Pleurodema diplolistris* (Leptodactylidae). Amphibia-Reptilia **13**: 263-274.

HÖDL W. (1993): Amazonien aus der Froschperspektive. In: AUBRECHT G., BRANDS M., GUSENLEITNER

F., SPETA F. & S. WEIGL (eds.): Amerika - Zur Entdeckung - Kulturpflanzen - Lebensraum Regenwald. Kataloge des OÖ Landesmuseums NF. **61**: 499-545.

HÖDL W. (1995): Calling behaviour and foam-nest construction in the burrowing frog *Pleurodema diplolistris* (Leptodactylidae). Film CTf 2220 ÖWF Wien.

JUNGFER K.-H. (1996): Reproductive and parental care of the Coronated Treefrog, *Anotheca spinosa* (STEINDACHNER, 1864) (Anura, Hylidae). Herpetologica **52**: 25-32.

LAMOTTE M. & J. LESCURE (1977): Tendances adaptives a l'affranchissement du milieu aquatique chez les amphibiens anoures. Terre et Vie **30**: 225-312.

MARTIN A. (1970): Parallel evolution in the adaptive ecology of leptodactylid frogs in South America and Australia. Evolution **24**: 643-644.

MCDIARMID R.W. (1978): Evolution of parental care in frogs. In: BURKHARDT G.M. & M. BEKOFF (eds.): The development of behavior: comperative and evolutionary aspects. STMP Press, New York, pp. 127-147.

MEYER E. (1993): Fortpflanzung und Brutpflegeverhalten von *Dendrobates granuliferus* TAYLOR, 1958 aus Costa Rica (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen **7/8**: 113-142.

PRÖHL H. (1995): Territorial- und Paarungsverhalten von *Dendrobates pumilio*. Diplomarbeit, Univ. Hannover.

RABB G.B. & M.S. RABB (1961): On the mating and egg-laying behaviour of the Surinam toad, *Pipa pipa*. Copeia **1960**: 271-276.

ROITHMAIR M.E. (1994): Field studies on reproductive behaviour in two dart-poison frog species (*Epipedobates femorlais*, *Epipedobates trivittatus*) in Amazonian Peru). Herp. Journal **4**: 77-85.

TYLER M.J. (ed.) (1983): The gastric brooding frog. Croom Helm, London.

TYLER M.J. (1989): Australian frogs. Viking O'Neil. Ringwood, Australia.

WEYGOLDT P. (1976): Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie der Wabenkröte *Pipa* (*Hemipipa*) *carvalhoi* MIR. RIB. 1937 (Anura, Pipidae). Zeitschr. f. Tierpsychol. **40**: 80-99.

WEYGOLDT P. (1987): Evolution of parental care in poison dart frogs (Amphibia: Anura: Dendrobatidae). Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch. **25**: 51-67.

WUNDER W. (1932): Nestbau und Brutpflege bei Amphibien. Ergebn. Biologie **8**: 180-220.

Anschrift des Verfassers:
Univ.-Doz. Mag. Dr. Walter Hödl
Institut für Zoologie der Universität Wien
Abteilung Evolutionsbiologie
Althanstraße 14
A-1090 Wien, Austria